动 物 学 研 究 2006，Jun. 27（3）：235－241 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

三种共栖蝙蝠的回声定位信号特征及其夏季食性的比较

韦 力[1,2]，周善义[2]，张礼标[1]，梁 冰[1]，洪体玉[2]，张树义[1,*]
（1. 中国科学院动物研究所，北京 100080；2. 广西师范大学，广西 桂林 541004）

摘要：2005年6至9月，对桂林市郊区两个山洞中高颅鼠耳蝠（*Myotis siligorensis*）、菲菊头蝠（*Rhinolophus pusillus*）和黑髯墓蝠（*Taphozous melanopogon*）的回声定位叫声特征和食性进行分析，并结合其形态特征与野外观察，推断其捕食生境和捕食策略。研究结果发现：黑髯墓蝠体型最大，声音特征属短调频型多谐波，一般为4个谐波，能量主要集中在第二谐波上，主频率为（32.84±1.17）kHz，选择鞘翅目和双翅目昆虫为主要食物；高颅鼠耳蝠（长调频型）和菲菊头蝠（长恒频－调频型），体型都较小，主频率分别是（84.44±8.13）kHz和（110.78±1.65）kHz，以双翅目昆虫为主要食物；而菲菊头蝠则以鞘翅目和双翅目昆虫为主要食物。上述结果证明，高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠在声音和食物组成等方面出现了明显分化。

关键词：高颅鼠耳蝠；菲菊头蝠；黑髯墓蝠；回声定位叫声；食物组成；生态位分离
中图分类号：Q969.422；Q437 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（2006）03－0235－07

Characteristics of Echolocation Calls and Summer Diet of Three Sympatric Insectivorous Bats Species

WEI Li[1,2], ZHOU Shan-yi[2], ZHANG Li-biao[1], LIANG Bing[1], HONG Ti-yu[2], ZHANG Shu-yi[1,*]
(1. *Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*;
2. *College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin* 541004, *China*)

Abstract: From June to September, 2005, we compared echolocation calls, the summer diet and morphologic features of three bats species (*Myotis siligorensis*, *Rhinolophus pusillus* and *Taphozous melanopogon*) captured in two caves around Guilin city, Guangxi province, China. We got the following results: (1) Echolocation calls of *T. melanopogon* are lower modulated frequency (FM), with dominant frequency (32.84±1.17)kHz, and multi-harmonics (usually with four harmonics). This species has the largest body size, highest ratio of wing length to wing width and highest wing loading. This species is adapted to fly fast and forage for larger insects in open area such as those in treetops and above farmland. (2) The echolocation calls of *M. siligorensis* are FM. Their dominant frequency (84.44±8.13)kHz is higher than *T. melanopogon*. They have smaller body size, lower ratio of wing length to wing width and lower wing loading which are adapted to fly slower but are more manoeuvrable and suited to forage for small insects. (3) The echolocation calls of *R. pusillus* are long FM-CF-FM and their dominant frequency (110.78±1.65)kHz is the highest among these three species. *R. pusillus* and *M. siligorensis* have similar morphology with similar flight ability and manoeuvrability therefore they forage in similar habitat. In conclusion, these bats species differ from each other obviously in echolocation calls and diets, which lead to their conspicuously partitioned niches.

Key words: *Myotis siligorensis*; *Rhinolophus pusillus*; *Taphozous melanopogon*; Echolocation call; Diet; Niche partitioning

蝙蝠属于翼手目（Chiroptera）分为大蝙蝠亚目和小蝙蝠亚目。小蝙蝠亚目主要以回声定位叫声来导航、寻找和捕食食物（Griffin，1958；Altringham，1996）。蝙蝠回声定位叫声特征因种而异，一

* 收稿日期：2005－11－24；接受日期：2006－03－23
基金项目：国家自然科学基金项目（30270169）；中国科学院知识创新工程创新项目（KSCX3-IOZ-03）
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：zhangsy@ioz.ac.cn

般有两种基本类型：调频型（modulated frequency，FM）和恒频型（constant frequency，CF）。回声定位叫声结构可由一种或多种基本类型组成，如纯FM叫声、CF-FM叫声或其他类型叫声（Vaughan et al，1997；Schnitziler & Kalko，1998；Fenton，1999）。CF型蝙蝠使用恒频信号探测振翅目标，FM型蝙蝠使用调频信号分辨目标猎物大小和结构特征（Simmons & Fenton，1978；Sum & Menne，1988）。

蝙蝠回声定位叫声结构及其形态特征（主要是翼型）是蝙蝠觅食生态学的重要标志。因为回声定位叫声结构受捕食生境、探测的食物类型等因素的限制。这些因素可能在蝙蝠的进化中起重要作用（Jennings，2004）；但也有些学者认为这是蝙蝠飞行和回声定位叫声结构的一种非适应性（Aldridge & Rautenbach，1987）。蝙蝠种间翼型差异与其飞行行为和捕食行为差异又有密切联系（Norberg & Rayner，1987）。翼长而窄的蝙蝠种类能在树林上方快速飞行，而且能进行盘旋飞行捕食；它们利用低频率的FM-CF叫声探测远距离目标，从而避免利用高频率叫声导致能量迅速衰减（Schnitziler & Kalko，1998）。翼型较宽而翼载（单位面积的翼所承受的重量）低的蝙蝠适于慢速飞行，能在较杂密麻乱的生境（密度大的地方）飞行和捕食；其捕食方式是慢速盘旋飞行捕食或拾遗式捕食，或在树林里以野果和花蜜为食；它们用宽带、低声强的FM叫声来避免自己所发出声脉冲与近距离目标所产生的回声重叠。而长CF部分适用于探测翼拍动昆虫（Schnitziler & Kalko，1998），蝙蝠在高密度丛林中使用长CF叫声不是为了定位，而是为了避免脉冲和回声发生重叠，获得更多的有关目标的信息，且CF成分集中了大量的能量，不易在空中衰减，有利于探测更远距离目标，而且回声效果更佳（Sugga，1990；Altringham，1996；Schnitziler & Kalko，1998；Chris et al，2001）。

食物资源分化在食虫蝙蝠中已经有大量报道。最常见的分化形式是食物特化，即不同的物种捕食不同类型的食物（Black，1974；Husar，1976；Fenton et al，1977）。Swift & Racey（1983）在研究大耳蝠（*Plecotus auritus*）和水鼠耳蝠（*M. daubentonii*）时提出：这两种蝙蝠通过同一洞口出飞捕食和返回栖息地，但在活动时间上存在差异，没有明显的种间竞争。然而，蝙蝠并不是在时间上进行简单的分化，因为当开始出飞时，竞争的可能性就已经存在。研究表明，蝙蝠存在不同生境的空间资源分化和不同的捕食行为，在食物上也很少有重叠。在某种程度上，蝙蝠尽可能利用避免食物竞争的种种途径来捕食和进行其他活动（MacArthur，1958）。在蝙蝠的食物选择中，如果它们的食物重叠度很小，那么在某一区域中，各种蝙蝠就都有可能出现（Husar，1976）。

在蝙蝠的回声定位行为中，至少自身体型和昆虫的助听器两个因素影响蝙蝠的回声定位主频率（Fenton et al，1998）。体型与声音频率至少在5个科的蝙蝠中存在负相关性（Jones，1995，1996），体型与主频率的负相关反映了蝙蝠鼓膜和声弦产生的频率随体型增大而降低（Pye，1979；Bogdanowicz，1999）。按能率环，蝙蝠可分为高能率环种类（能率环高于50%）和低能率环种类（低于20%）（Fenton et al，1995）。高能率环种类一般有菊头蝠科和蹄蝠科，以及部分髯蝠科（Mormoopidae）种类，这类蝙蝠常捕捉空中飞行的昆虫（Vaughan，1977；Schnitzler et al，1985；Fenton & Rantenbach，1986；Neuweiler et al，1987；Eckrich & Neuweiler，1988）；低能率环种类有部分髯蝠科、鞘尾蝠科（Emballonuridae）、犬吻蝠科（Molossidae）、兔唇蝠科（Noctiliondae）和蝙蝠科（Vespertiliondae）（Bogdanowicz，1999），这些科蝙蝠不经常捕捉空中飞行的昆虫（Fenton，1990）。Kunz & Fenton（2003）认为，鞘翅目、鳞翅目和双翅目昆虫是食虫蝙蝠主要的三类食物；而膜翅目昆虫也是主要食物之一（Kunz et al，1995）。但是，在大多数种类的蝙蝠中，膜翅目并不是选择的对象（Whitaker et al，1999；Johnston & Fenton，2001）。可见，蝙蝠食物选择因种类而异。

由于我国对蝙蝠研究起步较晚，有关蝙蝠生态学的研究还比较少。高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠这3种蝙蝠的研究至今在国内尚无报道。本文结合3种蝙蝠的回声定位叫声特征和夏季食物组成，同时观察其野外飞行捕食行为，确定其捕食生境，推断其捕食策略，探讨这3种蝙蝠的生态位分离。

1 材料与方法

1.1 研究地点和时间

桂林市地处南岭山系的西南部，平均海拔150

m，属典型的“喀斯特”岩溶地貌。同时，它又地处低纬度地区，具亚热带季风气候。气候温和，雨量充沛，光照充足，四季分明。年平均降雨量1 900 mm，平均温度19.3 ℃，最冷的月份为一月，平均温度4—8 ℃。桂林地区土壤属红壤土带，以红壤为主，并有包括银杉、银杏在内的高等植物1 000多种，为蝙蝠提供了很好的生存环境。

2005年6—9月，我们选择桂林市郊区的积水洞（N：25°17.1′，E：110°21.5′）和避敌洞（N：25°16.7′，E：111°21.0′）作为观测点。积水洞洞口宽约2 m，高约0.6 m；洞内深约2.5 m，宽约40 m，洞内透风性较差，有高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠，其数量分别约为300、800、100只。避敌洞洞口宽约0.5 m，高约0.8 m；洞内深约20 m，长约40 m，宽约30 m，洞内透风性很好，有高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠，其数量分别约为100、50、1 000只。这两个岩洞夏季湿度很大，洞内温度约为19—22 ℃，洞内栖息物种还有中蹄蝠和其他几种菊头蝠。洞口周围为灌木、乔木、村庄、耕作农田和鱼塘。采集蝙蝠的时间为晚上19：00开始，直到次日凌晨06：00。取样天数累加有11天。

1.2　体型测量及粪便收集

于傍晚在蝙蝠出口用雾网捕捉出飞的蝙蝠，记录每种蝙蝠第一只出飞的时间，捕捉后的蝙蝠立即称量体重（精确到0.1 g），测量前臂长、头体长、翼长和翼宽（精确到0.02 mm），测量后立即放飞。参考Norberg & Rayner（1987）的方法，采用翼长/翼宽作为翼纵横比的参考值，体重/前臂长作为翼负荷（翼载）的参考值。因为翼长/翼宽的大小，可以间接地反映出翼纵横比；而前臂长的大小，可以从一定程度上反映翼面积的大小。

于凌晨在蝙蝠捕食返回时用雾网在蝙蝠洞口进行再捕捉，记录每种蝙蝠第一只返回的时间；然后放在小布袋内收集排出的粪便（每袋一只），置于75%酒精保存。待酒精软化粪便后，再用解剖探针搅拌，使粪便全部溶化；利用双目显微镜对粪便物进行观察；根据《昆虫分类》（Zheng & Gui，1999）上下册的有关内容，对照粪便中残留物的特征，鉴定到目；然后记录每份样品中所含昆虫目的比例和数量。从粪便中得到的每种食物类型以体积百分比（V%）和频次百分比（F%）表示。获得高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠的粪便样品分别为28、93、56份。

1.3　回声定位声波的录制与分析

把蝙蝠带回实验室进行手持录音，蝙蝠与麦克风的距离约为0.5 m。采用超声波监听仪Detector（D240×，Pettersson Elektronik AB）接收超声波，将超声波的频率转换为原来的1/10后，采样频率为44.10 kHz，分析衰减为−120 dB，用蝙蝠声音分析软件BatSound（Version 3.10，Pettersson Elektronik AB）进行分析。主要分析叫声信号的时域波形图、声谱图（频率−时间图）及频率−能量图（LPC分布图），计算声脉冲时程（pulse duration）、声脉冲间隔（interpulse interval）、声发射的能率环（声脉冲时程占声脉冲时程与声脉冲间隔之和的百分比，duty cycle），以及回声定位叫声的起始频率（the beginning frequency）、结束频率（the ending frequency）和主频率（具有最大振幅或最大能量的回声定位信号的频率值，dominant frequency，DF）。起始频率、结束频率和主频率均从声谱图和LPC图上确定。

录音后把蝙蝠拿回其栖息地或捕食区域放飞。分析的数据均以平均值±标准差（mean ± *SD*）表示。所有数据用SPSS 10.0 for Window软件进行显著性检验。

2　结　果

2.1　外部形态特征统计结果

黑髯墓蝠体重、前臂长、头体长和翼长（表1）均最大；高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠的体型相似，但亦存在差异。翼宽：黑髯墓蝠最大，菲菊头蝠次之，高颅鼠耳蝠最小。翼长/翼宽和体重/前臂长：黑髯墓蝠翼负荷最大；而高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠则相反。

2.2　回声定位信号分析结果

声音分析结果表明，3种蝙蝠的回声定位叫声的雌雄个体差异不显著（表2，*t*-test，高颅鼠耳蝠：$P = 0.182 > 0.05$，菲菊头蝠：$P = 0.081 > 0.05$，黑髯墓蝠：$P = 0.605 > 0.05$），所以本研究不考虑性别差异。在手持状态下，高颅鼠耳蝠回声定位叫声为长FM型，主频率为（84.44 ± 8.13）kHz；菲菊头蝠为长FM-CF-FM型，主频率为（110.78 ± 1.65）kHz；黑髯墓蝠为短FM型，多谐波，一般为4个谐波，能量主要集中在第二谐波上，主频率为（30.64 ± 1.17）kHz（图1）。3种蝙蝠的起始频率、结束频率、主频率、脉冲时程、脉

表 1 高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠的体型参数

Tab. 1 Morphological parameters of *Myotis siligorensis*, *Rhinolophus pusilus* and *Taphozous melanopogon*

体型参数 Type of body parameters	高颅鼠耳蝠 *M. siligorensis*		菲菊头蝠 *R. pusillus*		黑髯墓蝠 *T. melanopogon*		*P*
	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	
前臂长 Forearm length (mm)	44	33.8±1.4	50	36.2±0.9	37	65.1±1.4	0.000*
头体长 Body length (mm)	44	29.8±5.1	50	27.3±2.9	37	72.5±3.3	0.000*
体重 Body mass (g)	44	3.5±0.9	50	3.6±0.6	37	22.5±2.2	0.000*
翼长 Wing length (mm)	44	110.2±6.4	50	110.7±6.2	37	206.8±6.8	0.000*
翼宽 Wing width (mm)	44	46.2±1.9	50	50.4±3.9	37	61.6±2.9	0.000
翼长/翼宽 The ratio of wing length to wing width	44	2.39±0.08	50	2.20±0.19	37	3.36±0.14	0.000*
体重/前臂长 The ratio of mass to forearm length	44	0.10±0.01	50	0.11±0.02	37	0.34±0.03	0.000*

* $P<0.05$ (One-way ANOVA).

表 2 高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠的声波参数

Tab. 2 Call parameters of *Myotis siligorensis*, *Rhinolophus pusilus* and *Taphozous melanopogon*

叫声参数 Call parameters	高颅鼠耳蝠 *M. siligorensis*		菲菊头蝠 *R. pusillus*		黑髯墓蝠 *T. melanopogon*		*P*
	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	样本量 *n*	平均数±标差 Mean ± *SD*	
起始频率 The beginning frequency (kHz)	160	109.78±10.88	170	100.43±2.99	37	H1[①] 15.35±1.17	0.000*
					37	H2 31.87±1.20	
					37	H3 46.17±1.95	
					37	H4 60.62±2.68	
结束频率 The ending frequency (kHz)	160	69.57±14.20	170	89.78±1.86	37	H1 9.15±0.86	0.000*
					37	H2 22.23±1.37	
					37	H3 33.52±1.79	
					37	H4 47.40±2.00	
主频率 The dominant frequency (kHz)	160	84.44±8.13	170	110.78±1.65	37	H1 14.71±4.46	0.000*
					37	H2 30.64±1.17	
					37	H3 44.10±5.00	
					37	H4 53.97±10.65	
脉冲时程 Call duration (ms)	160	4.07±1.13	170	19.74±5.69	37	5.77±0.90	0.000*
脉冲间隔 Interval time (ms)	160	51.30±16.66	170	27.73±7.98	37	21.45±11.91	0.000*
能率环 Duty cycle (%)		7.35		41.58		21.20	0.000*
声谱图类型 Types of the sonogram		长调频型 Long FM		长恒频调频型 Long FM-CF-FM		短调频型多谐波 Multi-harmonics short FM	
t		0.182		0.081		0.605	

[①] H1－H4：谐波 1－4 (harmonic 1－4)，* $P<0.05$ is significant at the 0.05 level (One-way ANOVA).

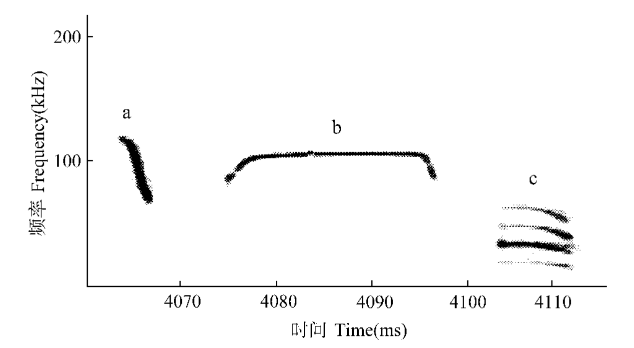


图 1 高颅鼠耳蝠（a）、菲菊头蝠（b）和黑髯墓蝠（c）的回声定位叫声图谱

Fig. 1 Sound spectrograms of echolocation calls of three bats species (a: *Myotis siligorensis*, b: *Rhinolopus pusillus*, c: *Taphozous melanopogon*)

冲间隔及能率环见表 2。

2.3 食物组成

根据粪便分析结果得到 3 种蝙蝠的食物组成（表 3）。高颅鼠耳蝠捕食 6 个目的昆虫，以双翅目和鳞翅目昆虫为主要食物；菲菊头蝠捕食 8 个目的昆虫，以鞘翅目、双翅目和鳞翅目昆虫为主要食物；黑髯墓蝠捕食 7 个目的昆虫，以鞘翅目、双翅目和鳞翅目昆虫为主要食物。由于鳞翅目昆虫食物存留在肠道内的时间比较长，有时甚至几天都未全部消化，不能精确估算其粪便中的食物体积百分比，所以鳞翅目昆虫均以频次百分比表示。虽然 3 种蝙蝠的食物组成有重叠，但差异显著（表 3）。

2.4 捕食出飞时间

三种蝙蝠的出飞时间记录见表 4。从表上可以清楚的看出：三者的出飞时间明显存在差异，这两个岩洞中，在 7 月中旬，高颅鼠耳蝠出飞最早，其次是黑髯墓蝠，最后是菲菊头蝠；从 8 月 31 日后黑髯墓蝠最先出飞，其次是高颅鼠耳蝠，最后是菲菊头蝠。

表 3　高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠的食物种类（体积百分比和频次百分比，%）

Tab. 3　Prey selection of *Myotis siligorensis*, *Rhinolophus pusilus* and *Taphozous melanopogon* (volume percent and frequency percent, %)

食物类型 Type of prey	高颅鼠耳蝠 *M. siligorensis* ($n = 28$)		菲菊头蝠 *R. pusillus* ($n = 93$)		黑髯墓蝠 *T. melanopogon* ($n = 56$)		P
	体积百分比 V%	频次百分比 F%	体积百分比 V%	频次百分比 F%	体积百分比 V%	频次百分比 F%	
鞘翅目 Coleoptera	14.72 ± 21.32	44.44	41.08 ± 32.60	90.32	25.89 ± 18.32	80.38	0.000*
双翅目 Diptera	46.67 ± 22.75	100.00	36.34 ± 24.83	78.49	46.16 ± 16.46	98.21	0.017*
膜翅目 Hymenoptera	18.06 ± 16.37	72.22	2.15 ± 10.62	6.45	0.45 ± 2.39	3.57	0.000*
半翅目 Hemiptera	8.61 ± 17.64	33.33	2.69 ± 6.15	21.51	17.23 ± 11.12	83.93	0.000*
等翅目 Isoptera	8.89 ± 12.78	38.89	11.94 ± 16.78	36.56	0	0	0.000*
直翅目 Orthoptera	0	0	1.06 ± 4.55	5.38	6.96 ± 9.94	37.50	0.000*
蜉蝣目 Ephemerida	0	0	1.67 ± 6.00	7.53	0	0	0.062
蜻蜓目 Odonata	0	0	0	0	0.63 ± 3.31	3.57	0.142
鳞翅目 Lepidoptera	0	72.22	0	75.27	0	92.86	
未鉴定 Not identified	3.06 ± 4.25		3.06 ± 5.62		2.50 ± 2.86		
总数 Total	100.02		100.88		99.82		

* $P < 0.05$ (One-way ANOVA).

表 4　高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠和黑髯墓蝠的出飞时间

Tab. 4　Emergence time of *Myotis siligorensis*, *Rhinolophus pusilus* and *Taphozous melanopogon*

地点 Location	时间 Time	高颅鼠耳蝠 *M. siligorensis*	菲菊头蝠 *R. pusillus*	黑髯墓蝠 *T. melanopogon*
积水洞 Jishui cave	7 月 13 日	19: 35	20: 10	19: 50
	8 月 31 日	19: 20	19: 40	19: 00
	9 月 14 日	19: 20	19: 35	19: 00
	9 月 28 日	19: 15	19: 30	18: 40
避敌洞 Bidi cave	7 月 15 日	19: 33	20: 14	19: 48
	9 月 2 日	19: 15	19: 35	18: 55
	9 月 23 日	18: 37	18: 50	18: 26

3　讨　论

3.1　体型特征与捕食

大多数学者（如 Norberg & Rayner，1987；Jennings et al，2004）认为，蝙蝠的生态结构（尤其是翼型）是最重要的体型参数。高翼载表明蝙蝠个体较大而翼面积相对较小，同时以牺牲飞行灵活性和机动性为代价。本研究的 3 种蝙蝠中，黑髯幕蝠的体重/前臂长值［以此作为翼负荷（翼载）的参考］最大，说明它的翼载最大，属于快速飞行、但灵敏性较差的种类。根据野外观察，黑髯墓蝠在较开阔的树冠或农田上方捕捉个体较大的昆虫。而高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠的体重/前臂长值较小且相似（表 1），说明高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠有较小的翼负荷，其飞行速度较慢，但灵敏机动性好，因此适合在较为狭窄、麻乱的空间内捕食（Fenton，1990），适合选择较小的食物类型。最佳觅食理论认为：在一定条件下，捕食者特别是肉食动物（包括食虫动物）选择在单位处理时间内对能量摄入最有利的食物。对于食虫蝙蝠，昆虫体型大时，需要花更长的时间捕获、征服和进食，这本身要消耗相当多的能量；昆虫太小又难以满足每日的能量需要。从生理角度来说，蝙蝠最适合产生波长等于或小于其身体大小的声波，体型越小，产生的波长越小，频率越高；体型较大的蝙蝠则需要捕食较大的猎物来满足较大的能量消耗。低频率遇到较小的目标后反射的回声

很弱，同时低频率的蝙蝠声脉冲时间较长，这是蝙蝠不断适应捕食环境、猎物类型及捕食策略的结果（Jones，1990）。蝙蝠每天消耗的食物量相当于自身体重的 20%—30%（Jones，1995），有时会更高，因而相对于体型大小来说，蝙蝠食量很大（Fenton，2001），这与飞行的高能量消耗有关（Jones，1990）。

3.2 回声定位信号与捕食

大多数蝙蝠种类属于空中捕食者，如鞘尾蝠科、髯蝠科、兔唇蝠科、蝙蝠科、犬吻蝠科、菊头蝠科和蹄蝠科，利用回声定位声波探测、追踪、接近猎物目标（Bogdanowicz，1999）。在本研究的蝙蝠中，高颅鼠耳蝠和黑髯墓蝠属于 FM 型蝙蝠，菲菊头蝠属于 CF-FM 型蝙蝠；但菲菊头蝠的能率环为 41.58%（小于 50%），高颅鼠耳蝠和黑髯墓蝠的能率环分别是 7.35% 和 21.20%（大于 20%），这可能与本次录音状况（手持录音）有关。菲菊头蝠应仍属于高能率环种类，高颅鼠耳蝠和黑髯墓蝠则属于低能率环种类。发出低声强、高频率、具有多谐波调频叫声并产生低能率环的蝙蝠适于在各种比较复杂的环境中捕食，如在树冠之间的开阔的空间进行捕食，在树叶上或地面上进行拾遗式捕食等（Neuweiler，1989；Schnitziler & Kalko，1998）。黑髯幕蝠的回声定位叫声为短频型，具有 4 个谐波，所以可能属于这种类型。黑髯墓蝠的回声定位信号的主要能量集中在第二谐波上，主频率为（30.64 ± 1.17）kHz，较低的叫声频率适合在远距离内捕食个体较大的昆虫。晚上活动的鳞翅目（夜蛾类）能够窃听到 20—50 kHz 的超声波（Fullard & Dawson，1997），而野外飞行的黑髯墓蝠具有 4 个谐波甚至更多，而其主频率又接近鳞翅目的窃听超声波范围，所以黑髯墓蝠只有通过调节自身的频率范围才能捕获到发声的鳞翅目昆虫（夜蛾类）或者直接捕捉无听器的鳞翅目昆虫。高颅鼠耳蝠回声定位叫声属于长调频型（FM），其带宽较长，脉冲时程很短，为（4.07 ± 1.13）ms，这说明高颅鼠耳蝠的猎物搜索范围比黑髯墓蝠小，且捕食生境更复杂。菲菊头蝠回声定位叫声属于长恒频调频型（FM-CF-FM），具有较高的主频率，为（110.78 ± 1.65）kHz，有利于探测细小的食物类型。可见，这 3 种蝙蝠的回声定位信号存在差异，它们捕食的对象也不同（表 3）。

3.3 回声定位与体型

在 3 种蝙蝠中，黑髯墓蝠体型最大，主频率最小，高颅鼠耳蝠稍小于菲菊头蝠，但其主频率（84.44 ± 8.13）kHz 低于菲菊头蝠（110.78 ± 1.65）kHz，这可能与它们的起始频率、结束频率、叫声结构和叫声类型有关。在本研究的 3 种蝙蝠中，高颅鼠耳蝠和黑髯墓蝠属于 FM 型蝙蝠，其体重/前臂长比值分别为 0.10 ± 0.01 和 0.34 ± 0.03；菲菊头蝠属于 CF-FM 型蝙蝠，体重/前臂长比值为 0.11 ± 0.02。高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠体型几乎相等，即体型越大的蝙蝠，其声波频率越低；反之，体型越小的蝙蝠其声波频率越大。因此，蝙蝠的回声定位行为及相关的形态特征也有密切的联系（Jones，1999）。

3.4 食物组成

这 3 种蝙蝠的食物组成都有相当大的重叠，这可能与它们共同利用相似的生境资源有关。如高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠一起利用栖息地周围的资源空间，或者在不同的生境利用相同的昆虫种类，或者黑髯墓蝠与高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠在不同的生境捕食。另外，由于这 3 种蝙蝠的体型存在很大差异（表 1），所选择食物对象也已经产生分化，黑髯墓蝠偏向选择个体较大的昆虫，而高颅鼠耳蝠和菲菊头蝠选择个体相对较小的昆虫。3 种蝙蝠的食物组成虽有重叠，但还存在相当大的差异和分化（表 3）。因此，食物资源分化是蝙蝠在一定生境中共存的关键（Begon et al，1986）。

3.5 出飞时间

结合野外观察，7 月中旬在积水洞和避敌洞中，高颅鼠耳蝠出飞最早，其次是黑髯墓蝠，最后是菲菊头蝠；从 8 月 31 日后黑髯墓蝠最先出飞，其次是高颅鼠耳蝠，最后是菲菊头蝠。这可能与繁殖期不同而引起的不同活动节律有关。黑髯墓蝠捕食返回的时间晚，这可能是因为远距离飞行捕食的缘故。菲菊头蝠比高颅鼠耳蝠出飞得晚，返回也早，这可能与它们在栖息地附近捕食有关。根据野外观察，高颅鼠耳蝠、菲菊头蝠、黑髯墓蝠可能在捕食时间和捕食空间上存在差异和分化，避免了因食物资源而导致竞争，从而能够共栖于同个栖息地。

从以上的分析可以推断：3 种蝙蝠的回声定位行为差异显著，在捕食生境、捕食时间、捕食策略上也存在明显差异，因此其生态位表现出明显的分化。这使得 3 个种共存于同一栖息地，避免了因食物资源而导致的竞争。

致谢：野外工作获得广西师范大学生命科学学院的韦春强、覃晖、黄神明、唐华兴、苏萍等人的支持和帮助，在此一并致谢。

参考文献：

Aldridge HDJN，Rautenbach IL. 1987. Morphology echolocation and resource partitioning in insectivorous bats [J]. *J Anim Ecol*, **56**: 763 – 778.

Altringham JD. 1996. Bats: Biology and Behavior [M]. Oxford: Oxford University Press.

Begon M，Harper JH，Townsend CR. 1986. Ecology: Individuals，populations and communities [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Black HL. 1974. A north temperate bat community: Structure and prey populations [J]. *J Mamm*, **55**: 138 – 157.

Bogdanowicz W，Fenton MB，Daleszczyk K. 1999. The relationship between echolocation calls，morphology and diet in insectivorous bats [J]. *J Zool* (*Lond*)，**247**: 381 – 393.

Chris RP，Jarreric G，Gerhard N. 2001. Foraging habitat and echolocation behavior of schneider's leaf-nosed bat，*Hipposideros speoris*，in a vegetation mosaic in Sri Lanka [J]. *J Behav Ecol Sociobiol*，**50**: 209 – 218.

Eckrich M，Neuweiler G. 1988. Food habits of the sympatric insectivorous bats *Rhinolophus rouxi* and *Hipposideros lankadiva* from Sri Lanka [J]. *J Zool* (*Lond*)，**215**: 729 – 737.

Fenton MB. 1990. The foraging behavior and ecology of animal-eating bats [J]. *Cana J Zool*，**68**: 411 – 422.

Fenton MB. 2001. Bats (Revised Edition) [M]. New York: Facts on File，Inc.

Fenton MB，Audet D，Obrist MK，Raydell J. 1995. Signal strength，timing and self-deafening: The evolution of in bats [J]. *Paleobiology*，**21**: 229 – 242.

Fenton MB，Boyle NGH，Harrison TM，Oxley DJ. 1977. Activity patterns，habitat use and prey selection by some African insectivorous bats [J]. *Biotropical*，**9**: 73 – 85.

Fenton MB，Cumming DHM，Rautenbach IL，Cumming GS，Cumming MS，Ford G，Taylor RD，Dunlop J，Hovorka MD，Johnston DS，Portfors CV，Kalcounis MC，Mahlanga Z. 1998. Bats and tree conopy in African woodlands [J]. *Conserv Biol A*，**132**: 77 – 86.

Fenton MB. 1999. Describing the echolocation calls and behavior of bats [J]. *Acta Chiropterol*，**1**: 127 – 136.

Fenton MB，Rantenbach IL. 1986. A comparison of the roosting and foraging behavior of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae，Vespertiliondae and Molossidae) [J]. *Cana J Zool*，**64**: 2860 – 2867.

Fullard JH，Dawson JW. 1997. The echolocation calls of the spotted bat *Euderma maculatum* are relatively inaudible to moths [J]. *J Exp Biol*，**200**: 129 – 137.

Griffin DR. 1958. Listening in the Dark [M]. New Haven: Yale University Press.

Husar SL. 1976. Behavioural character displacement: Evidence of food partitioning in insectivorous bats [J]. *J Mamm*，**57**: 325 – 337.

Jennings NV，Parsons S，Barlow KE，Gannon MR. 2004. Echolocation calls and morphology of bats from the west Indies [J]. *Acta Chiropterol*，**6**: 75 – 90.

Johnston DS，Fenton MB. 2001. Individual and population-level variability in diets of pallid bats (*Antrozous pallidus*) [J]. *J Mamm*，**82**: 362 – 373.

Jones G. 1995. Variation in bat echolocation: Implications for resource partitioning and communication [J]. *Le Rhinolope*，**11**: 53 – 59.

Jones G. 1996. Does echolocation constrain the evolution of body size in bats [J]. *Sym Zool Soc Lond*，**69**: 111 – 128.

Jones G. 1999. Scaling of echolocation call parameters in bats [J]. *J exp Biol*，**202**: 3359 – 3367.

Jones G. 1990. Prey selection by the greater horseshoe bat (*Rhinolophus feerumequinum*): Optimal foraging by echolocation [J]. *Anim Ecol*，**59**: 587 – 602.

Kunz TH，Fenton MB. 2003. Bat Ecology [M]. Chicago: The University of Chicago Press.

Kunz TH，Whitaker JO，Wadanoli MD. 1995. Dietary energetics of the insectivorous Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*) during pregnancy and lactation [J]. *Oecologica*，**101**: 407 – 415.

MacArthur RH. 1958. Population ecology of north-eastern coniferous forests [J]. *Ecol*，**39**: 599 – 619.

Neuweiler G，Metzner W，Heilmann U，Rübsamen R，Eckrich M，Costa HH. 1987. Foraging behavior and echolocation in the rufous horseshoe bat (*Rhinolophus rouxi*) of Sri Lanka [J]. *Beha Ecol Sociobiol*，**20**: 53 – 67.

Neuweiler G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats [J]. *Tree*，**4** (6): 160 – 166.

Norberg UM，Rayner JMV. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations，flight performance，foraging strategy and echolocation [J]. *Phil Trans R Soc Lond B*，**316**: 335 – 427.

Pye JD. 1979. Why ultrasound [J]. *Endeavour*，**3**: 57 – 62.

Schnitziler HU，Kalko EVK. 1998. How echolocating bats search and find food [A]. In: Kunz TH，Racey PA. Bat Biology and Conserve [M]. Washington，DC: Smithsonian Institution Press，183 – 196.

Schnitzler HU，Hackbarth H，Heilmann U，Herbert H. 1985. Echolocation behavior of rufous horseshoe bats hunting for insects in flycatcher-style [J]. *J Comp Physiol A*，**157**: 39 – 46.

Simmons JA，Fenton MB，LO'Farrell MJ. 1978. Echolocation and pursuit of prey by bats [J]. *Science*，**203**: 16 – 21.

Suga N. 1990. Biosonar and neural computation in bats [J]. *Sci Amer*，**6**: 34 – 41.

Sum YW，Menne D. 1988. Discrimination of fluttering targets by the FM-bat *Pipistrellus stenopterus* [J]. *J Comp Physiol A*，**163**: 349 – 354.

Swift SM，Racey PA. 1983. Resouce partitioning in tow species of vespertilionid bats occupying the roost [J]. *J Zool* (*Lond*)，**200**: 249 – 259.

Vaughan NG，Jones G，Harris S. 1997. Identification of British bat species by multivariate analysis of echolocation call parameters [J]. *Bioacoustics*，**7**: 189 – 207.

Vaughan TA. 1977. Foraging bahaviour of the giant leaf-nosed bat (*Hipposideros commersoni*) [J]. *J E Afr Wildl*，**15**: 237 – 249.

Whitaker JO，Issac SS，Marimuthu G，Lawhead B. 1999. Seasonnal variation in the diet of the Indian pygmy bat，*Pipistrellus mimus*，in southern India [J]. *J Mamm*，**80** (1): 60 – 70.

Zheng LY，Gui H. 1999. Insect Classification [M]. Nanjing: Nanjing Normal University Press.［郑乐怡，归　鸿. 1999. 昆虫分类学. 南京：南京师范大学出版社.］